

TRABAJOS ORIGINALES

Ecología de la polinización de *Syagrus smithii* (Arecaceae), una palma cantarofila de la Amazonia Colombiana**Pollination ecology of *Syagrus smithii* (Arecaceae), a palm with cantharophily from Colombian Amazon****Nilson Y. Guerrero-Olaya* y Luis A. Núñez-Avellaneda**

Departamento de Ciencias Básicas Programa de Biología, Universidad de La Salle. Cra 2 N° 10-70 Bogotá-Colombia.

*Autor para correspondencia

E-mail Nilson Y. Guerrero-Olaya: nguerrero28@unisalle.edu.co,E-mail Luis A. Núñez-Avellaneda: lanunez@unisalle.edu.co**Resumen**

A partir de la evaluación de la morfología floral, la fenología reproductiva, la biología floral, los visitantes florales y determinación de polinizadores se describe la estrategia de polinización de una población de la palma *Syagrus smithii* de la Amazonia colombiana. *Syagrus smithii* es una palma solitaria de hasta 10 m de alto; produjo de una a tres inflorescencias bisexuales, con flores estaminadas y pistiladas agrupadas en tríadas, con una flor central femenina y dos laterales masculinas. Las inflorescencias abrieron de día y las flores estuvieron activas de noche. Una inflorescencia permaneció activa en promedio 28 días; la fase masculina se extendió durante los primeros 14 días, seguida de una fase inactiva de 10 días, y la fase final pistilada por cuatro días. En fase masculina, las inflorescencias fueron visitadas por 37 y en fase femenina por 21 especies de insectos, principalmente de los órdenes Coleoptera, Hymenoptera y Diptera. Los visitantes accedieron en busca de polen y lugar para reproducción. De todos los visitantes, pocas especies fueron polinizadores. Los valores de los índices (IVIP) e (IRP) indicaron que *Mystrops* sp. nov. 2 y *Mystrops* sp. nov. 3 (Nitidulidae: Coleoptera) fueron los principales polinizadores, mientras que especies de coleópteros como *Microstates* sp.2 y *Sibinia* sp. 1 fueron polinizadores secundarios. Dado que los polinizadores desarrollaban sus ciclos de vida en las inflorescencias, sugerimos la existencia de un sistema de mutua dependencia entre polinizadores y la palma, el cual asegura la presencia de los polinizadores a lo largo del año y palmas con semillas viables.

Palabras claves: Amazonia; Coleópteros; cantarofilia; biología reproductiva.**Abstract**

From the evaluation floral morphology, reproductive phenology, floral biology, floral visitors and pollinator's definition, the reproduction strategy of a *Syagrus smithii* (Arecaceae) in a Colombian Amazonia region was described. *Syagrus smithii* palms grow up to 10 m high and produce one to three bisexual inflorescences. The bisexual inflorescences bear staminate and pistillate flowers arranged in triads with a female central flower and two male sides. The inflorescences are protandric and open during daytime, remaining active for 28 days. The male phase extends for the first 14 days, which are followed by 10 days of an inactive phase; the pistillate phase lasts up to four days. The inflorescences of *S. smithii* were visited by 37 species of insects belonging to the orders Coleoptera, Hymenoptera and Diptera. All visitors get to the flowers in searching of abundant pollen, floral tissues that feed them and as sites of reproduction. The most effective pollinators of *S. smithii* were *Mystrops* sp. nov. 2 and *Mystrops* sp. nov. 3 (Nitidulidae: Coleoptera), and *Microstates* sp.2 and *Sibinia* sp. 1 (Curculionidae: Coleoptera) were secondary pollinators. Since all species of major pollinators have developed their life cycles into inflorescences, we suggest the existence of a specialized system and mutual dependence between pollinators and the palm, which ensures the presence of pollinators throughout the year and individuals with viable seeds.

Keywords: Amazonia; Beetles; cantharophily; Reproductive biology**Citación:**

Guerrero-Olaya N. & L.A. Núñez A. 2017. Ecología de la polinización de *Syagrus smithii* (Arecaceae), una palma cantarofila de la Amazonia Colombiana. Revista peruana de biología 24(1): 043 - 054 (Marzo 2017). doi: <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v24i1.13102>

Presentado: 15/07/2016**Aceptado:** 24/03/2017**Publicado online:** 20/03/2017**Información sobre los autores:**

NG-O realizó toma de datos, separación de muestras, análisis y procesamiento de datos y escritura del manuscrito. LANA realizó toma de datos, identificación de ejemplares, análisis y procesamiento de datos y escritura del manuscrito.

Los autores no incurren en conflictos de intereses.

Journal home page: <http://revistasinvestigacion.unmsm.edu.pe/index.php/rpb/index>

© Los autores. Este artículo es publicado por la Revista Peruana de Biología de la Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Este es un artículo de acceso abierto, distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>), que permite el uso no comercial, distribución y reproducción en cualquier medio, siempre que la obra original sea debidamente citadas. Para uso comercial, por favor póngase en contacto con editor.revperubiol@gmail.com.

Introducción

La familia Arecaceae comprende cerca de 440 géneros y 4500 especies (Dransfield et al. 2008) de las cuales 335 se encuentran en Colombia (Galeano & Bernal 2010), lo cual lo convierte en uno de los países más diverso en palmas en América. Las palmas son componentes importantes, característicos y abundantes de la mayoría de los paisajes tropicales y subtropicales (Henderson 2002). Son altamente productivas desempeñando un importante papel como fuente de materia orgánica, y de alimento para fauna (Genini et al. 2009, Zona & Henderson 1989) y son generadoras de un sin número de productos que son ampliamente aprovechados por las comunidades humanas (Macía et al. 2011, Bernal et al. 2011).

Dada su importancia ecológica, económica y cultural las especies de la familia Arecaceae han sido objeto de estudios a todo nivel destacando estudios en fenología (De Steven et al. 1987, Genini et al. 2009, Henderson et al. 2000a), biología reproductiva (Listabarth 1994, Bernal & Ervik 1996, Küchmeister et al. 1997, Núñez et al. 2005, Núñez & Rojas 2008) y dispersión (Henderson 1986). En temas de biología reproductiva (Henderson 1986, Zona 1987, Anderson et al. 1988, Búrquez et al. 1987, Scariot et al. 1991, Listabarth 1992, Borchsenius 1993, Ervik 1993, Bernal & Ervik 1996, Listabarth 1996, Ervik & Feil 1997, Küchmeister et al. 1997, Núñez et al. 2005, Núñez & Rojas 2008, Núñez & Carreño 2013, Núñez & Carreño 2016).

En todas las especies de palmas, la transferencia de polen desde las anteras hasta el estigma es un prerrequisito para la reproducción sexual, formación de frutos y semillas, es por eso que el éxito en la polinización es muy importante, sin embargo, los requerimientos de la polinización para la mayoría de las especies todavía son desconocidos (Barford et al. 2011, Henderson 1986). Los estudios en polinización en palmas son necesarios en el momento de plantear estrategias de conservación de las especies implicadas en la interacción, debido a que proveen el mantenimiento de la biodiversidad en bosques fragmentados.

El género *Syagrus* pertenece a la subfamilia Arecoidae (Palmae), comprende cerca de 65 especies de palmas monoicas, dicogámicas, la mayoría con importancia económica y ecológica (Noblick 2017, Noblick 2013, Coimbra & Jorge 2011, Noblick & Lorenzi 2010). Su distribución es exclusivamente neotropical, las especies de *Syagrus* se encuentran desde México hasta el sur de Suramérica (Henderson et al. 1995); la mayor diversidad se presenta en Brasil donde crecen cerca de 57 especies (Noblick 2017, Noblick & Lorenzi 2010) y en Colombia se encuentran *Syagrus orinocensis*, *S. sancona* y *S. smithii* (Noblick 2017, Galeano & Bernal 2010).

Debido a la importancia, tamaño de las poblaciones y diversidad, las especies de *Syagrus* son un grupo importante para estudios reproductivos, la información existente incluye aspectos variados tales como: morfología floral en *S. inajai* (Genovese-Marcomini et al. 2013, Telles et al. 2007), fenología reproductiva en *S. glaucescens* (Belo et al. 2013, Correia et al. 2007), *S. flexuosa* (De Araújo 2008), *S. romanzoffiana* (Genini et al. 2009, Miola 2010, Freire et al. 2013, Begnini et al. 2013), *S. petraea* (Apaza-Quevedo 2007) y *S. pseudococos* (Genini et al. 2009); visitantes florales en *S. romanzoffiana* (Brill & Corrêa 1998), *S. sancona* (Núñez 2014), *S. oleraceae* (Trovão et al. 2009) y *S. petraea* (Silberbauer-Gottsberger et al. 2013) y en

ecología de la polinización hay resultados en *S. orinocensis* y *S. sancona* en Colombia (Núñez 2014), *S. petraea* (Silberbauer-Gottsberger et al. 2013), *S. loefgrenii* (Silberbauer-Gottsberger 1990, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006), *S. comosa* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006) y *S. coronata* en Brasil (Rocha 2009).

De las tres especies, *Syagrus smithii* es la que presenta menor área de distribución en el país tan sólo se ha encontrado en tres áreas aisladas en la Amazonia (Galeano & Bernal 2010) y con reportes de otras poblaciones para la Amazonia de Brasil, Ecuador y Perú (Noblick 2017, Henderson et al. 1995).

Con el fin de contribuir con información biológica básica para apoyar el diseño de estrategias de manejo de la palma, en este estudio se presentan los primeros resultados de la ecología de la polinización de *Syagrus smithii* en la Amazonia de Colombia, específicamente presentamos información sobre la morfología floral, fenología temporal de la población, la biología floral, visitantes florales y se definieron sus polinizadores.

Materiales y métodos

Área de estudio.- Se estudió una población de *Syagrus smithii* ubicada en predios de la Estación Biológica El Zafiré, en el extremo sur de la Amazonia colombiana, en el Departamento del Amazonas, municipio de Leticia, a 27 km al norte de la cabecera municipal (4°00'11"S, 69°53'44"W) (Fig. 1). La precipitación promedia anual es de 3400 mm, con un período seco de junio a septiembre (con precipitación promedio mensual de 190 mm), y una estación lluviosa de octubre a mayo (con un promedio mensual de 324 mm). El área presenta una temperatura promedio de 26 °C y una humedad relativa promedio de 86% (Galeano et al. 2013).

Especie de estudio.- *Syagrus smithii* presenta un tallo solitario con alturas de 5 a 7 m y diámetro promedio de 14 cm; cada palma tiene en promedio 17 hojas, las cuales permanecen colgantes como necromasa en pie cuando envejecen (Fig. 2A). En Colombia se encuentra en tres localidades aisladas del Amazonas: una en el Río Cahuinarí, otra al norte de Leticia y la tercera cerca del Río Cotuhé, al suroeste de Tarapacá. Crece en suelos de colinas, donde se encuentran poblaciones grandes pero muy localizadas. Restringida al occidente de la Amazonia de Perú, Colombia, Ecuador y Brasil (Galeano & Bernal 2010, Noblick 2017).

Morfología, fenología y biología floral.- Se realizó la descripción morfológica de 12 inflorescencias, en cada una de ellas se registró: la altura a la que se exponen, número de raquillas por inflorescencias, distribución, forma, número de flores masculinas y femeninas, y número total de flores por inflorescencia.

Fenología.- Monitoreamos la ocurrencia de floración en 44 adultos reproductivos encontrados y marcados en el área de estudio. Una vez cada mes y durante un año se visitó la población y se registró el número de inflorescencias producidas por cada palma. A partir de dicha información se registró el promedio de inflorescencias por mes y se determinó sincronía en la floración calculando el porcentaje de individuos del total de la población que floreció. Se consideró evento asincrónico cuando menos del 20% de individuos florece, sincronía baja entre 20 y 60% y sincronía alta cuando más del 60 % de los individuos florece al mismo tiempo (Bencke & Morellato 2002).

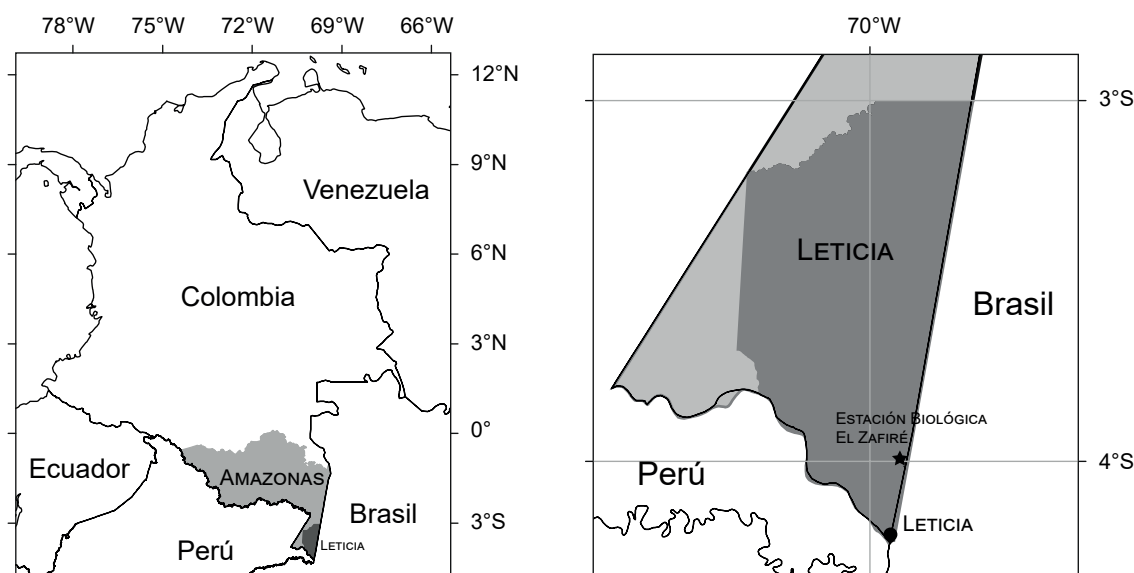


Figura 1. Ubicación y demarcación de la población donde se colectaron los visitantes florales de *Syagrus smithii* en el Departamento de Amazonas, Amazonia colombiana.

Biología floral.- Para determinar la duración de las fases florales, la hora de antesis de botones florales, la receptividad estigmática y la presentación del polen, se siguieron 15 inflorescencias realizando observaciones a cada una, cada 12 horas y desde el inicio de la antesis hasta cuando las flores dejaron de ser funcionales. La receptividad estigmática se evaluó mediante: *i)* Observación directa de cambios de coloración y presencia de exudados en estigmas, *ii)* Indicación de presencia de peroxidasa a través de pruebas con peróxido de hidrógeno y pruebas con test de colorimetría aplicando solución Perex Test de Merck (Dafni 1992).

Visitantes Florales.- El proceso de colecta de los visitantes florales se realizó utilizando una bolsa plástica, se envolvieron las inflorescencias y con fuertes sacudidas se colectaban todos los visitantes que caen dentro de esta. Este procedimiento se repitió varias veces sobre un total de 12 inflorescencias para capturar la mayor cantidad de visitantes florales.

De cada muestra colectada se hizo la respectiva separación, con ayuda de un estéreo Leica ZOOM 2000. Luego, los especímenes se contaron y se almacenaron en frascos de vidrio con alcohol al 70%, asignándoles a cada morfoespecie de visitante encontrado un código de identificación. Luego de separados por morfoespecie, los especímenes se identificaron al nivel taxonómico posible y las identificaciones se confirmaron enviándolas a especialistas. Los ejemplares de los visitantes fueron ingresados a la colección entomológica del Museo de La Sallé (MLS).

El comportamiento o actividad de los insectos visitantes en las inflorescencias se realizó mediante observaciones directas y registro fotográfico, por 4 horas cada día a lo largo de las fases masculina y femenina, y hasta el momento de la senescencia de las flores masculinas y fertilización de las flores femeninas. Se evaluó la hora de la llegada a la flor y salida de ella, actividad dentro de las flores, recurso aprovechado, permanencia en la flor y contacto con los estigmas cuando estos estaban receptivos.

Con base al tipo de recurso aprovechado por cada visitante, estos se clasificaron por su relación funcional con la planta según Núñez y Rojas (2008) en:

- *Polinivoros obligados-monófagos* los visitantes que se alimentan en estado adulto y larval del polen de una sola especie de palma, se aparean y realizan parte o su ciclo completo dentro de la flor o estructuras de la inflorescencia.
- *Polinivoros obligados-polifagos* a aquellos visitantes que se alimentan de polen obtenido de varias especies de palma.
- *Herbívoros* que son los visitantes que acceden y consumen tejidos florales de las inflorescencias.
- *Depredadores* los que visitan las inflorescencias y depredan los huevos, larvas y otros insectos visitantes.
- *Parasitoides* aquellos insectos que parasitan huevos, larvas o adultos de los insectos que realizan sus ciclos de vida dentro de la inflorescencia.
- *Saprófagos* que son visitantes que se alimentan de tejidos de la flor en descomposición, residuos dejados por los visitantes y hongos que se forman a lo largo de los cambios morfológicos de la inflorescencia.
- *Posible polinizadores* son los visitantes que llegan tanto a las flores masculinas como a las femeninas.

Abundancia de visitantes.- Para cada una de las muestras colectadas se contaron todos los individuos de cada morfoespecie encontrados en las inflorescencias. Las abundancias relativas se calcularon como la suma de las abundancias parciales de cada colecta. Se categorizaron cada una de las especies de visitantes como muy abundantes, cuando su número sobrepasen los 200 individuos, por colecta. Abundantes cuando las especies presenten abundancias entre 100 y 200 individuos en cada colecta, raras cuando las especies presenten entre 10 – 100 individuos, Esporádicas cuando la abundancia por colecta está entre 1 – 10 individuos y Ausentes, cuando los visitantes no se encuentren en alguna de las inflorescencias

Frecuencia de visitas.- La frecuencia definida en porcentaje, se calculó dividiendo el número de palmas en el que cada espe-

cie de visitante fue observado sobre el número total de plantas estudiadas ($n=12$). De acuerdo a lo anterior, se clasificó a los visitantes florales en cuatro categorías: muy frecuente, presentes en más del 75% de las colectas, frecuente presentes entre el 50 y el 74.9% de las colectas, poco frecuente cuando se presentan en menos del 50% y Ausente cuando no se presentan en ninguna colecta.

Rol en la polinización.– El papel de las especies de visitantes como polinizadores se evaluó calculando y comparando la importancia relativa (IRP) de cada especie de insecto en el flujo de polen; para ello se generó el índice de valor de importancia de los polinizadores (IVIP) asociados a palmas, el cual evalúa la capacidad de transporte de polen (Núñez & Rojas 2008). Con base en los datos arrojados por el IRP, agrupamos los insectos de la siguiente forma: polinizadores principales, aquellos insectos cuya participación individual fue superior al 10%; copoliniza-

dores, aquellos que tuvieron una participación entre 5 a 9.9 %; polinizadores eventuales, aquellos insectos que tuvieron una participación entre 1 a 4.9%; y (–), sin participación alguna en la polinización.

Resultados

Morfología floral.– *Syagrus smithii* es una palma monoica, con inflorescencias interfoliares, péndulas en fruto (Fig. 2B), que se exponen a aproximadamente a 5 m del piso (± 1.3 SD, $n=56$); sus flores son de color crema sin presencia de nectarios florales y están cubiertas por una bráctea peduncular ligeramente leñosa de 87.2 cm de largo (± 15 SD, $n=56$), de coloración marrón y que permanece adherida a la inflorescencia incluso después de la formación de los frutos. La inflorescencia está constituida por un pedúnculo de 77.5 cm de longitud (± 15 SD, $n=56$), un raquis de 25 cm de longitud (± 10 SD, $n=56$), y 33 raquillas simples (± 6 SD, $n=56$) (Fig. 2B-D).

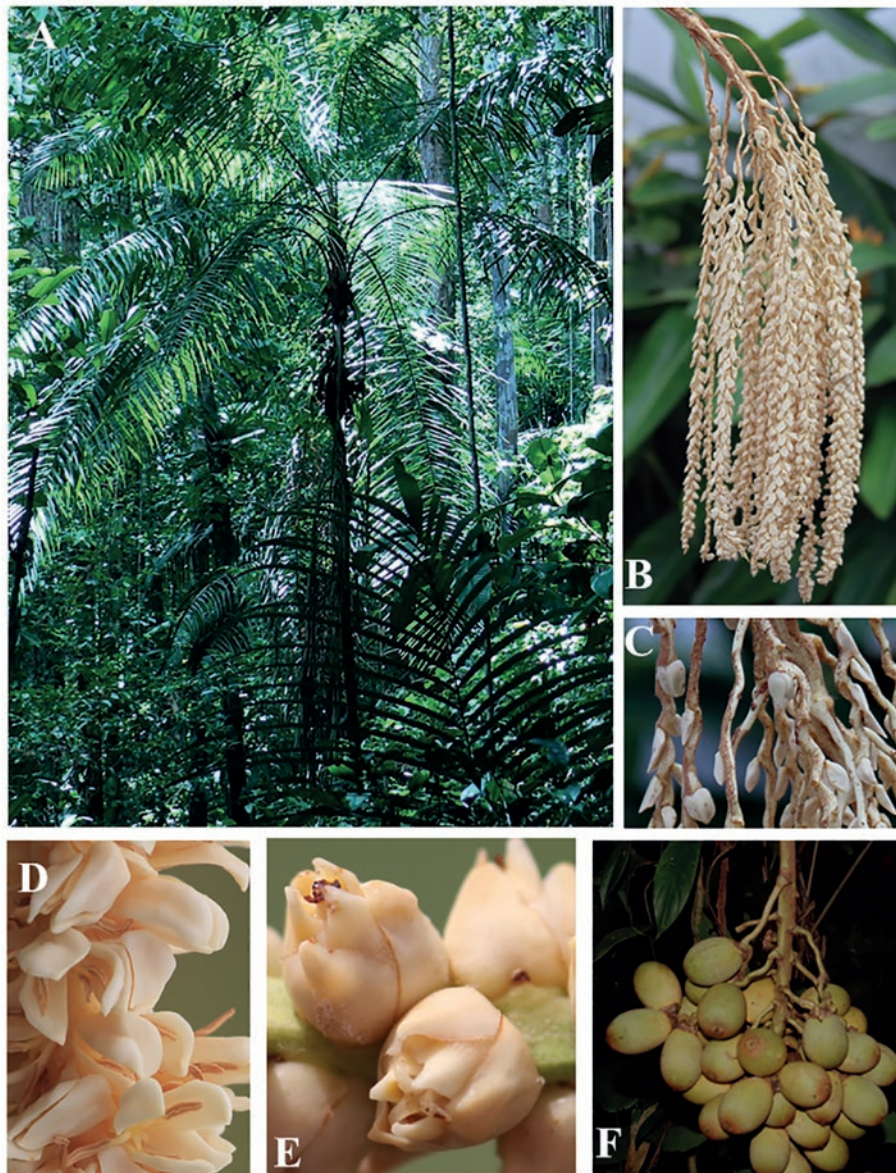


Figura 2. Características morfológicas de *Syagrus smithii*. (A.) Habito de la palma, (B.) Inflorescencia (C.) Botones florales (D) Detalle flores estaminadas, (E) Detalle flores pistilada y (F.) Infrutescencias.

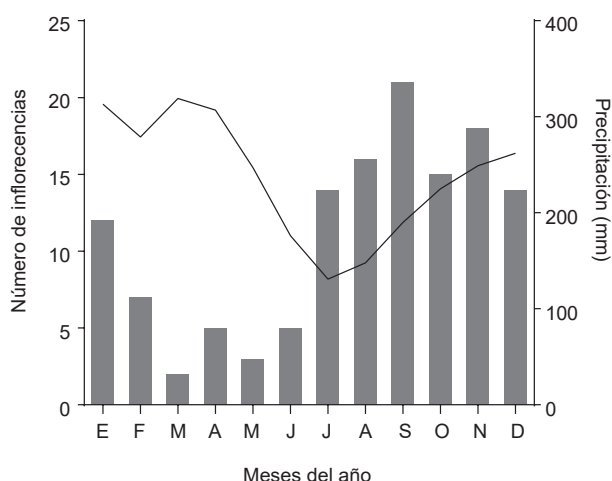


Figura 3. Proporción mensual de individuos de *Syagrus smithii* en floración, a lo largo de un año de observación.

Los individuos de *S. smithii* en estado reproductivo produjeron entre 1 y 3 inflorescencias ($n = 44$) en el año que abrieron consecutivamente, es decir, que no se encontraron en un individuo de *S. smithii* dos inflorescencias abiertas en un mismo momento. Las inflorescencias fueron andróginas o bisexuales, con flores unisexuales, estaminadas y pistiladas, y distribuidas en las raquillas en tríadas en la zona proximal y en diádas en la parte terminal de cada raquilla. La tríada estuvo conformada por dos flores masculinas ubicadas en los extremos y una pistilada ubicada en el centro (Fig. 2C); las diádas por su parte, estuvieron conformadas por dos flores estaminadas. Las inflorescencias andróginas fueron poco frecuentes en la población de la palma.

En las inflorescencias bisexuales una raquilla presentaba, en promedio, 254 flores masculinas (± 68 SD, $n = 103$) y 48 flores femeninas (± 27 SD, $n = 103$). Cada inflorescencia en promedio tenía 8350 flores masculinas (± 10600 SD, $n = 28$) y 1.580 flores femeninas (± 664 SD, $n = 28$). Las flores masculinas midieron en promedio 7 mm de longitud (± 4 mm SD, $n = 16$) y cada una presentaba 6 anteras; mientras las flores femeninas midieron 8 mm de longitud (± 4 mm, $n = 16$), y presentaban tres ramas estigmas terminales sobre un estilo corto.

Fenología. *Syagrus smithii* se caracterizó por presentar inflorescencias durante todo el año (Fig. 3). A lo largo de los 12 meses que duró el estudio se encontraron yemas florales, flores abiertas y frutos. Sin embargo, se presentaron dos períodos marcadamente diferenciados en intensidad en su floración (Fig. 3). El primer período se presentó entre los meses de enero a junio, en el cual se reportó una baja producción de flores. Por otro lado, el segundo período se encontró una mayor intensidad de floración, con respecto al primer período, el cual se dio entre los meses de julio a diciembre.

Durante el primer período de floración se presentó un evento asincrónico de floración con un promedio por mes del 13% de los individuos en floración, para el segundo período se encontró una baja sincronía en la floración, en promedio 37% de los individuos de la población en este período mostraban algún estado de floración.

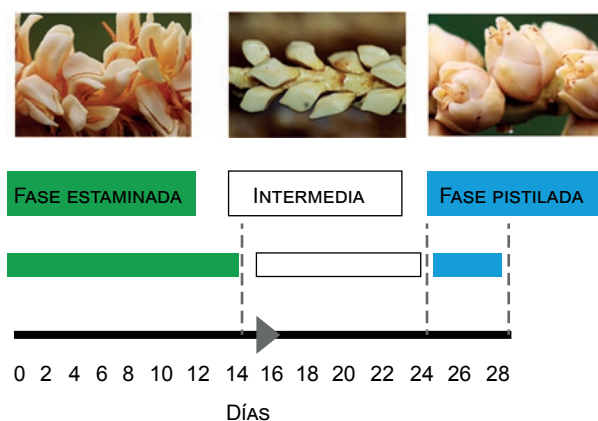


Figura 4. Duración de las fases florales de las inflorescencias de *Syagrus smithii* en la Amazonia colombiana. Fotos de Luis A. Núñez.

Cuando en un mismo individuo se presentan varias yemas, estas florecen de forma alterna, por lo que algunas permanecieron floreciendo cerca de cuatro meses consecutivos o más, cuando hubo separación temporal de la floración. Fue frecuente encontrar dos inflorescencias floreciendo de manera simultánea en una misma palma, por lo que geitonogamia es posible que ocurra.

Biología floral. *Syagrus smithii* es una especie protandra, la espata que envuelve la inflorescencia abre en el día y las masculinas y femeninas al final de la tarde, liberan un aroma suave, poco perceptible pero constante durante todo el período en que las flores estuvieron abiertas. Las inflorescencias bisexuales de *S. smithii* presentaron tres fases de desarrollo: fase estaminada (14 días) abren las flores masculinas y exponen el polen, intermedia (10 días), en donde han caído las flores masculinas y las femeninas mantienen cerrado los botones florales, y la última o pistilada (4 días) emergen los estigmas y están receptivos para recibir polen; conjuntamente totalizando alrededor de 28 días (Fig. 4). La floración inició con la apertura de la bráctea de la inflorescencia, la cual se abrió a lo largo del día presentando alternancia en la hora de apertura entre las diferentes inflorescencias evaluadas. Posteriormente, las flores estaminadas entraron en antesis al final del día y permanecieron activas alrededor de 12 horas, pasado este tiempo caían de la palma. Después de la senescencia de las flores masculinas, en las inflorescencias bisexuales se produce una fase intermedia inactiva que da paso a la actividad de las flores pistiladas. Las flores pistiladas iniciaron antesis en horas al final del día, al ser polinizadas comenzaba a experimentar cambios de coloración y tamaño hasta que 8 días después comenzaron hacer notoria la formación de frutos, los cuales alcanzaron su tamaño final ocho meses después y tres meses después maduraron y comenzaron a caer de la inflorescencia.

Visitantes Florales. Las inflorescencias de *S. smithii* fueron visitadas por 37 especies de insectos (Tabla 1) de los cuales el orden Coleoptera fue el más diverso con 18 especies seguido del orden Diptera con 10 especies e Hymenoptera con 5. La familia con mayor número de especies fue la Curculionidae con 13 especies, seguida de Nitidulidae con 4, Syrphidae con 3, Drosophilidae, Apidae (Meliponinae) y Phoridae con 2 especies cada una (Fig. 5). La abundancia de los visitantes florales tanto

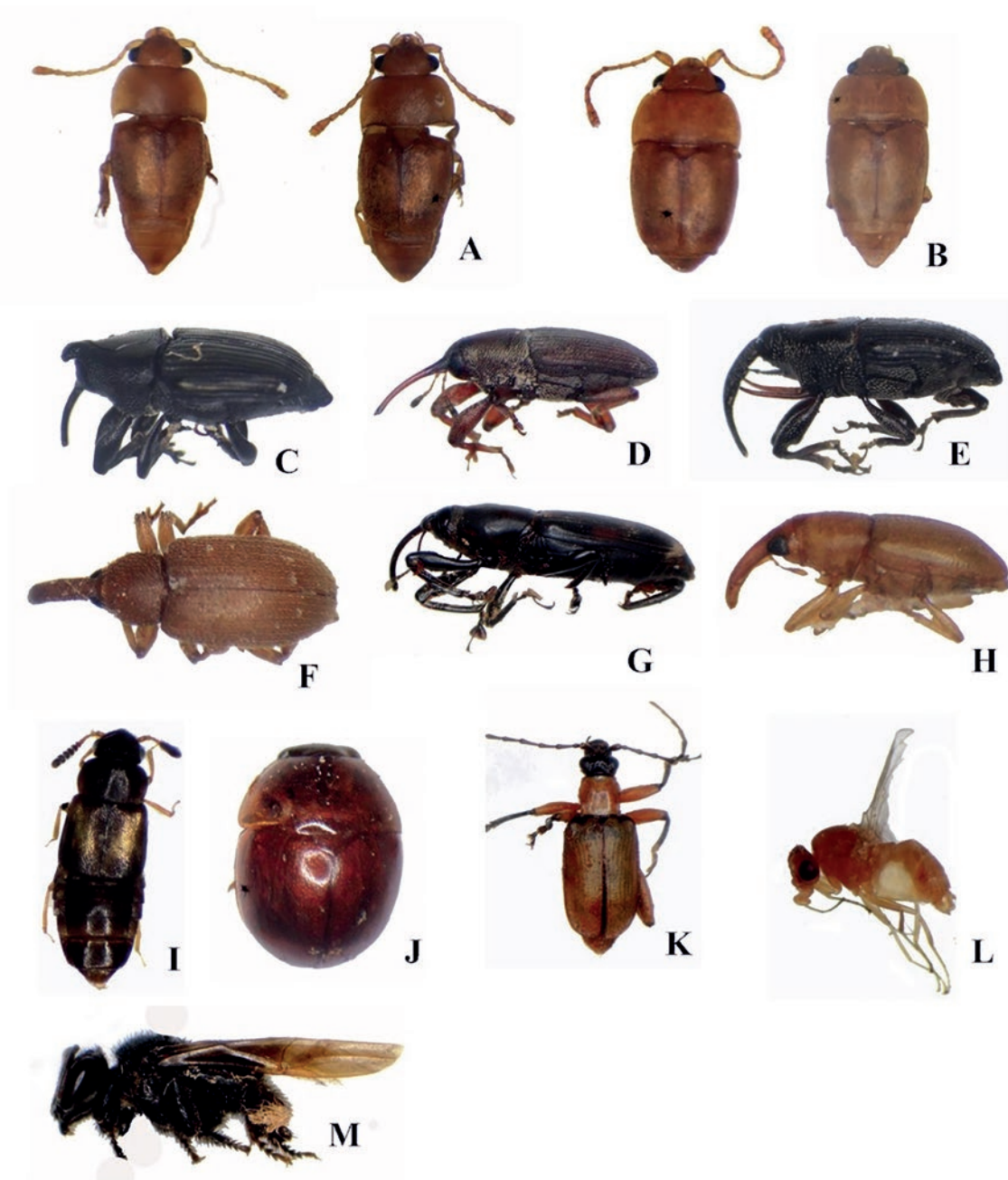


Figura 5. Visitantes florales de las inflorescencias de *Syagrus smithii*. Nitidulidae: *Mystrops* spp. (A-B), Curculionidae: Baridinae (C-E), Curculioninae (F), *Microstastes* sp. (G), Acalyptini: *Derelomus* sp. 5 (H); Staphylinidae (I), Chrysomelidae (J-K), Diptera (L) y Meliponinae (M). Fotos de Luis A. Núñez

en fase masculina como femenina, se caracterizó por tener pocas especies muy abundantes y la gran mayoría de las especies con pocos individuos (Tabla 1). Una inflorescencia en fase masculina de *S. smithii* es visitada en promedio por 7510 (\pm SD= 1789, Rango 5700 – 9300, n= 12) insectos.

El número de especies y de individuos que visitaron las inflorescencias en fase estaminada fue mayor que los que visitan las inflorescencias en fase pistilada, aunque la mayoría de las especies visitantes de las estaminadas arribaron también a las inflorescencias pistiladas. La diversidad de visitantes en fase femenina fue menor con 21 especies de insectos. La mayoría de los visitantes en esta fase, coincidieron con las especies más abundantes de

la fase masculina. En *Syagrus smithii* una inflorescencia en fase femenina es visitada en promedio por 1020 (SD= 640, Rango 1654 – 528, n= 12) insectos, de los cuales *Mystrops* sp nov.2, *Mystrops* sp nov.3, *Microstastes* sp.2, Baridinae Gen10 sp.1, *Derelomus* sp.5, *Grasidius* sp. 1, *Parisochoenus* sp.3, *Parisochoenus* sp.5, *Sibinia* sp.1 son los más abundantes (Tabla 1).

La hora de llegada de los visitantes florales, principalmente coleópteros, en fase masculina y femenina a *Syagrus smithii* fue crepuscular a nocturna (18:30 a 20:00 horas) y coincidió con el ritmo de apertura de los botones florales. A medida que las flores entraban en antesis, una nube de visitantes accedía a las flores. Esto se repetía día tras día a lo largo de toda la fase. Los visitan-

Tabla 1. Insectos colectados en inflorescencias de *Syagrus smithii*. Las abundancias son indicadas: ***Muy común, ** Común, * Raro, Esporádicas+ y Ausentes "0". Frecuencia indicada como: Muy frecuente (MF), Frecuente (F), Poco frecuente (PF), Ausente (A), Eficiencia es indicada: Polinizadores principales (POP), copolinizadores (COP), Polinizadores eventuales (PEV) y No polinizadores (-). Comportamiento indicado como: Polinivoros obligados-monófagos (POM), Polinivoros obligados-polifagos (POP), Herbívoros (H) Depredadores (D), Parasitoides (P), Saprófagos (SA).

N°		Abundancia		Frecuencia		Eficiencia	Comportamiento
		M	F	M	F		
	COLEOPTERA						
	CARABIDAE						
1	<i>Lebiini</i> sp. 1	*	0	PF	A	(-)	D
	CURCULIONIDAE						
	Acalyptini						
2	<i>Derelomus</i> sp.5	**	*	F	F	PEV	POP
	Baridinae						
3	Baridinae Gen. 10 sp.1	**	*	F	F	PEV	POP
4	<i>Parisochoenus</i> sp.3	**	*	F	F	PEV	POP
5	<i>Parisochoenus</i> sp.5	**	*	F	F	PEV	POP
6	<i>Grasidius</i> sp.1	**	*	F	F	PEV	POP
	Madarini						
7	<i>Microstates</i> sp2	**	**	MF	MF	COP	POP
	Curculioninae						
8	<i>Sibinia</i> sp 1	**	*	F	F	COP	POP
	NITIDULIDAE						
9	<i>Mystrops</i> sp nov. 2	***	***	MF	MF	POP	POM
10	<i>Mystrops</i> sp nov. 3	***	***	MF	MF	POP	POM
11	Gen 2 sp.1	*	*	F	F	PEV	POM
12	<i>Coleopteros</i> sp.1	*	*	F	F	PEV	POM
	STAPHYLINIDAE						
	Staphylininae						
13	sp. 1	**	+	F	PF	(-)	D
	Aleocharinae						
14	<i>Aleochara</i> sp.1	*	+	A	PF	(-)	SA
	CHRYSOMELIDAE						
	Galerucinae						
15	<i>Monolepta</i> sp. 3	*	0	F	A	(-)	H
16	Hispinae						
17	<i>Imatidium</i> sp.1	*	0	F	A	(-)	H
	SCARABAEIDAE						
	Dynastinae						
18	<i>Cyclocephala</i> sp.	*	+	PF	A	(-)	H
	HYMENOPTERA						
	APIDAE						
	Meliponinae						
19	<i>Trigona</i> sp. 2	*	+	F	PF	PEV	POP
20	<i>Trigona (Trigona)amalthea</i>	*	+	F	PF	PEV	POP
	HALICTIDAE.						
21	<i>Pseudagochlora</i> sp.2	*	0	PF	A	(-)	POP
	VESPIDAE						
22	<i>Polybia</i> sp.3	+	0	PF	A	(-)	POP
23	<i>No identificada</i>	+	0	PF	A	(-)	D

Tabla 1. Continuación

N°		Abundancia		Frecuencia		Eficiencia	Comportamiento
		M	F	M	F		
	DIPTERA						
	DROSOPHILIDAE						
24	<i>Drosophila melanogaster</i>	**	+	F	A	(-)	SA
25	<i>Drosophila</i> sp,1	**	+	F	A	(-)	SA
	MUSCIDAE						
26	<i>Neomyia</i> s p. 1	+	0	PF	A	(-)	SA
	PHORIDAE						
27	<i>Pericyclocera</i> sp. 1	*	0	PF	A	(-)	SA
28	<i>Phora</i> sp. 1	+	0	PF	A	(-)	SA
	SYRPHIDAE						
29	<i>Eristalis</i> sp	+	0	PF	A	(-)	H
30	<i>Anastrepha</i>	*	0	PF	A	(-)	H
31	<i>Syrphus</i>	+	0	PF	A	(-)	H
	SPHAEROCERIDAE						
32	<i>Leptocera</i> sp. 1	*	0	PF	A	(-)	D
	TEPHRITIDAE						
33	sp. 1	*	0	PF	A	(-)	D
	HETEROPTERA						
	ANTHOCORIDAE						
34	<i>Calliodis pallescens</i>	*	0	PF	A	(-)	D
	MIRIDAE						
35	sp. 1	+	0	PF	A	(-)	H
	BLATTODEA						
	BLATTELLIDAE						
36	<i>Cariblatia</i> sp. 1	+	0	PF	A	(-)	SA
	ARACNIDA						
	THOMISIDAE						
37	<i>Diaea</i> sp. 1	+	0	PF	A	(-)	D

tes que llegaron a las inflorescencias se dirigían directamente a las flores buscando aquellas que exponían el polen, consumían polen, luego copulaban y se ubicaban en las flores, pedúnculos o raquillas donde ovopositaban. En las flores femeninas los visitantes presentaron el mismo comportamiento solo que al no encontrar polen abandonaron rápidamente la inflorescencia, sin embargo, en la búsqueda de polen entraban en contacto con estigmas y depositaron el polen que traían en su cuerpo.

Polinizadores. La participación de los visitantes florales en la polinización varió entre especies, y el cálculo de la importancia relativa de cada visitante como polinizador (IRP) muestra que 2 especies del total de los visitantes en cada palma serían los polinizadores principales (*Mystrops* sp nov. 2 y *Mystrops* sp nov. 3.), (Tabla 2). Dos especies serían polinizadores secundarios o copolinizadores (*Microstates* sp.2 y *Sibinia* sp. 1), 9 especies fueron polinizadores eventuales (las especies de gorgojos Baridinae Gen 10 sp.1, *Derelomus* sp.5, *Grasidius* sp.1, *Parisochoenus* sp.3, *Parisochoenus* sp.5 (Curculionidae) y las especies de abejas *Trigona* sp.2 y *Trigona* (*Trigona*) *amalthaea*) y las restantes especies no participaron en la polinización (Tabla 1).

Los polinizadores llegaban a la inflorescencia, masculina y la fase femenina, se alimentaban, copulaban y transportaban una gran cantidad de polen, además tuvieron parte de su ciclo de vida dentro de la inflorescencia, principalmente los coleópteros. Por otra parte, las abejas llegaron a las inflorescencias en busca de néctar y al no encontrar este recurso salían de las inflorescencias al poco tiempo transportando una cantidad menor de polen en comparación a los coleópteros.

Discusión

Los resultados indican que *S. smithii* sigue el mismo patrón reproductivo que otras especies del género *Syagrus* (Tabla 3), debido a que los principales atributos reproductivos encontrados la muestran como una palma monoica, con floración nocturna, que presenta inflorescencias interfoliarias medianas, con flores unisexuales estaminadas y pistiladas, organizadas en triadas, pero con separación entre la fase estaminada y la pistilada, la cual evita la autopolinización; estos aspectos son similares a los registrados en otras especies de *Syagrus* como *S. coronata* (Rocha 2009), *S. inajai* (Telles et al. 2007, Genovese-Marcomini et al. 2013), *S.*

petraea (Silberbauer-Gottsberger et al. 2013), *S. orinocensis* y *S. sancona* (Núñez 2014).

Fenología.- A nivel de los períodos de producción de estructuras reproductivas, *S. smithii* presentó un patrón de floración continuo, que parece corresponder a un patrón de floración común en el género *Syagrus*, debido a que ha sido registrado en *S. coronata*, *S. flexuosa*, *S. orinocensis* y *S. sancona* (De Araújo 2008, Rocha 2009, Núñez 2014). El patrón de floración continuo es común en otras especies de palmas y puede considerarse como una estrategia reproductiva importante para un amplio grupo de especies de la familia Arecaceae (Henderson 2002). Para especies de palmas con polinización xenogámica, la floración continua representa una importante estrategia debido a que aumenta la coincidencia espaciotemporal de las fases estaminadas y pistiladas en especies de palmas monoicas dicogámicas y entre los sexos de

especies de palmas dioicas (Núñez & Carreño 2013). Adicional, la floración continua permite mantener una oferta constante de recompensas florales (una alta cantidad de polen, tejidos florales, sitios de ovoposición entre otros), logrando a su vez constancia y fidelidad de los visitantes florales y polinizadores (Núñez et al. 2015, Núñez & Carreño 2013, Núñez & Carreño 2017).

Biología Floral.- Debido a que las inflorescencias de *S. smithii* presentaron dos fases, una estaminada y otra pistilada separadas por una fase inactiva de varios días (Fig. 4) la convierten en una especie dicogámica tipo protandra y con dependencia de vectores de polen para mover el polen entre fases de diferentes individuos dentro de la población, con lo cual se asegura la polinización cruzada en esta especie. La separación temporal de fases que presenta *S. smithii* y de las especies de este género (Tabla 3), es el mecanismo más importante para evitar la

Tabla 2. Valores del índice de valor de importancia (IVIP) e importancia relativa (IRP) como polinizador para los visitantes de *Syagrus smithii*. Valores calculados a partir de abundancias relativas en fase femenina (AB), capacidad de transporte de polen (CTP), eficiencia en transporte de polen (ETP), constancia (C) y fidelidad (F).

	AB	CTP	ETP	C	F	IVIP	IRIP
<i>Mystrops</i> sp nov. 2	526	652	342952	1	1	117616000000	65.42
<i>Mystrops</i> sp nov. 3	452	544	245888	1	1	60460908544	33.63
<i>Microstates</i> sp. 2	125	180	22500	1	1	506250000	0.28
Baridinae Gen 10 sp.1	232	89	20648	1	1	426339904	0.24
<i>Derelomus</i> sp. 5	152	127	19304	1	1	372644416	0.21
<i>Sibinia</i> sp 1	145	123	17835	0.91	0.5	144729687	0.08
<i>Parisochoenus</i> sp. 5	58	165	9570	0.75	1	68688675	0.04
<i>Grasidius</i> sp. 1	86	123	10578	1	0.33	36925048	0.02
<i>Parisochoenus</i> sp. 3	56	125	7000	0.66	0.33	10672200	0.01

Tabla 3. Aspectos reproductivos de especies de *Syagrus* encontrados en otros estudios. *SI: Sin Información

	<i>S. coronata</i>	<i>S. orinocensis</i>	<i>S. petraea</i>	<i>S. sancona</i>	<i>S. smithii</i>
Duración fenología reproductiva	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Hora de antesis	Diurna	Diurna	Diurna	Diurna	Diurna
Duración de fase femenina	10 días	3 días	5-7 días	2-4 días	2-4 días
Duración de fase masculina	10 días	8-16 días	15 días	14 días	14 días
Dicogamia	Protandria	Protandria	Protandria	Protandria	Protandria
Polinización anemófila	Reportada	No reportada	SI*	No	No reportada
Recompensas florales	Néctar, polen y sitios de copula y ovoposición	Néctar, polen y sitios de ovoposición	Polen y sitios de copula y ovoposición	Polen, presas y tejidos florales.	Polen, tejidos florales y sitios de copula y ovoposición
Principal polinizador	Especies de Curculionidae y <i>Trigona spinipes</i>	Especies de abejas Meliponini y especies de Curculionidae y Nitidulidae	<i>Mystrops</i> y especies de Curculionidae	Especies de Curculionidae y <i>Mystrops</i> .	<i>Mystrops</i> spp.
Referencia	Rocha, 2009	Núñez, 2014	Silberbauer-Gottsberger et al., 2013	Núñez, 2014	En este estudio.

autopolinización en especies monoicas y se presenta de manera generalizada en especies de los géneros *Aiphanes* (Borchsenius 1993, Núñez 2014), *Prestoea* (Ervik & Bernal 1996, Ervik & Feil 1997), *Oenocarpus* (Núñez et al. 2015), *Euterpe* (Küchmeister et al. 1997, Dorneles et al. 2013), *Geonoma* (Lisabarth 1993, Borchsenius 1997).

Visitantes Florales.— Aunque *S. smithii* es una palma que es visitada en diversidad y abundancia por un alto número de insectos, que podrían cumplir eficientemente el papel de polinizadores, la polinización es realizada por pocas especies de insectos (Tabla 1). Este caso de polinización por reducido número de visitantes florales es un fenómeno ya reportado por Núñez y Rojas (2008) y Núñez et al. (2016); en donde la polinización de palmas monoicas dicogámicas tipo protandras es realizada sólo por algunas de las especies de insectos visitantes. Aunque gran número de visitantes acceden a las flores masculinas en busca de abundante polen, pocas especies realizan visitas a las inflorescencias en fase femenina que no ofrecen recompensa alguna y por lo tanto el papel de estos insectos se restringe a la fase masculina y su contribución como polinizadores es muy bajo o inexistente.

En *S. smithii* el comportamiento, contacto con estigmas, abundancias, cargas polínicas determinan que los principales polinizadores corresponden a coleópteros de las familias Nitidulidae (*Mystrops* sp. nov. 2 y *Mystrops* sp. nov. 3) y Curculionidae (*Microstastes* sp. 2, Baridinae Gen10 sp. 1, *Derelomus* sp. 5, *Grasidius* sp. 1, *Parisochoenus* sp. 3, *Parisochoenus* sp. 5, *Sibinia* sp. 1), los dos grupos de polinizadores más reportados para palmeras neotropicales (Núñez 2014, Barford et al. 2011, Henderson 1986). Por lo tanto, *S. smithii* debe ser considerada como una palma predominantemente cantarófila. La cantarofilia también se ha encontrado en otras especies de *Syagrus* como en *Syagrus petraea* (Silberbauer-Gottsberger et al. 2013), *S. comosa* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006), *S. coronata* (Rocha 2009) y *S. sancona* (Núñez 2014) (Tabla 3).

En *Syagrus smithii* y otras especies del género con síndrome de cantarofilia muestran un patrón común de polinizadores en donde diferentes especies de *Mystrops* (Nitidulidae) y Curculionidos (Curculionidae: Acalyptini, Mandarinini, Barinidae) actúan como polinizadores principales (Núñez 2014, Barford et al. 2011, Henderson 1986). Y a pesar que son dos taxa diferentes siguen un comportamiento común en donde llegan a la inflorescencia masculina y la fase femenina, se alimentan, copulan y transportan una gran cantidad de polen, además tienen su ciclo de vida dentro de la inflorescencia. Llevar su ciclo de vida dentro de la inflorescencia genera una mutua dependencia con la palma (Núñez et al. 2005, De Medeiros & Núñez 2013, Núñez et al. 2016, Núñez & Carreño 2016). La mutua dependencia permite que los polinizadores tengan donde llevar su ciclo de vida y la palma obtienen polen específico y en la cantidad suficiente para su reproducción.

Aunque la polinización por coleópteros de las familias Nitidulidae y Curculionidae parece dominante en el género, se ha encontrado que otras especies cengenericas pueden presentar también melitofilia o polinización por abejas, como en *S. orinocensis*, *S. inajai* (Núñez 2014) o una combinación de los dos síndromes al ser polinizada tanto por coleópteros como por abejas como en *S. loefgrenii* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006, Silberbauer-Gottsberger 1990). No obstante, el hecho de que en un mismo género de palmas se presente más de un

síndrome de polinización es poco frecuente. La fuerte variación en mecanismos de polinización entre especies de un mismo género sugerida en este estudio, tan sólo se ha reportado en especies de los géneros *Geonoma* (Lisabarth 1993, Borchsenius 1997) y *Aiphanes* (Borchsenius 1993), el patrón dominante es que las especies cogenéricas presenten el mismo síndrome de polinización, como por ejemplo *Attalea* (Núñez 2014), *Bactris* (Lisabarth 1996, Henderson et al. 2000b), *Oenocarpus* (Núñez et al. 2015), *Wettinia* (Núñez et al. 2005). La variación en los mecanismos de polinización y tipo de vectores de polen en el género *Syagrus* nos indican que este tema está aún sin resolver y solo podremos tener una conclusión final, cuando se tengan resultados de otros estudios de polinización en un mayor número de las 65 especies reportadas por Noblick (2017).

Agradecimientos

En Memoria de Gloria Galeano y agradecimientos al Museo de La Salle por acceso a los laboratorios. A María Cristina Peñuela directora de la Estación biológica El Zafiré por el acceso a la zona de estudio. A Javier Carreño y Natalia Tunaroz por colaboración en toma en salidas de campo. A Bruno De Medeiros y a los entomólogos por la colaboración en la identificación de los individuos visitantes. A la universidad de La Salle por accesos a laboratorios e ingreso colecciones de insectos al museo

Literatura citada

- Anderson A.B., W.L. Overal & A. Henderson. 1988. Pollination ecology of a forest-dominant palm (*Orbignya phalerata*) in northern Brazil. *Biotropica* 20(3): 192–205. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2388234>.
- Apaza-Quevedo A.E. 2007. Fenología e sucesso reproductivo de *Attalea geraensis* e *Syagrus petraea* (Arecaceae) na borda e interior de um fragmento de Cerrado. Dissertação (mestrado). Ciências Biológicas (Biologia Vegetal) – IBRC, Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro.
- Barford A.S., M. Hagen & F. Borchsenius. 2011. Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany* 108: 1503–1516. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcr192>.
- Borchsenius F. 1993. Flowering biology and insect visitation of three Ecuadorian *Aiphanes* species. *Principes* 37: 139–150.
- Borchsenius F. 1997. Flowering biology of *Geonoma irena* and *G. cuneata* var. *sodiroi* (Arecaceae). *Plant Syst. Evol.* 208: 187–196. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00985441>.
- Begnini R.M., F. Ribeiro da Silva & T.T. Castellani. 2013. Fenologia reproductiva de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassm. (Arecaceae) em Floresta Atlântica no sul do Brasil. *Biotemas* 26 (4): 53–60. DOI: <http://dx.doi.org/10.5007/2175-7925.2013v26n4p53>.
- Belo R.M., D. Negreiros, G.W. Fernandes, et al. 2013. Fenologia reproductiva e vegetativa de arbustos endêmicos de campo rupestre na Serra do Cipó, Sudeste do Brasil. *Rodriguésia* 64(4): 817–828.
- Bencke C.S.C. & L.P.C. Morellato. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25 (3): 269–275. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042002000300003>.
- Bernal R., C. Torres, N. García, et al. 2011. Palm Management in South America. *Bot. Rev.* 77(4): 607–646. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12229-011-9088-6>.
- Bernal R. & F. Ervik. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: an adaptation to staphylinid beetles. *Biotropica* 28 (4): 682–696. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2389054>.
- Brill T.A., & E. Corrêa C. 1998. Entomofauna visitante das inflorescências de *Arecastum romanzoffianum* (Cham.) Glassm. (PALMAE). *Revista da Faculdade de Zootecnia, Veterinária e Agronomia de Uruguaiana*. 5 (1): 43–49.

- Búrquez A., J. Sarukhan K. & A.L. Pedroza. 1987. Floral biology of a primary rain forest. *Bot. J. Linn. Soc.* 94: 407–419. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.1987.tb01058.x>.
- Coimbra M.C. & N. Jorge. 2011. Proximate composition of guariroba (*Syagrus oleracea*), jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) and macaúba (*Acrocomia aculeata*) palm fruits. *Food Research International* 44: 2139–2142. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foodres.2011.03.032>
- Correia H., D. Miola & G. Fernandes. 2007. Fenologia e efeito do fogo em *Syagrus glaucescens* Becc. (Arecaceae). *Soc. Ecol. do Bras.* VIII CEB: 1–2.
- Dafni A. 1992. *Pollination Ecology. A practical approach*. Oxford University Press, Oxford.
- De Araújo M.M. 2008. Aspectos da ecologia reprodutiva de *Syagrus flexuosa* Mart. Becc.: sucesso reprodutivo e persistência em áreas de cerrado na região do DF. Tese (doutorado)-Universidade de Brasília, Brasília, Brasil. 120 p.
- De Medeiros B.A.S. & L.A. Núñez-Avellaneda. 2013. Three new species of *Anchylorhynchus* Schoenherr, 1836 from Colombia (Coleoptera: Curculionidae; Curculioninae; Acalyptini). *Zootaxa* 3636(2): 394–400. DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3636.2.10>.
- De Steven D., D.M. Windsor, F.E. Putz, et al. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19(4): 342–356. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2388632>.
- Dorneles L.L., A. Zillikens, J. Steiner, et al. 2013. Biologia da polinização de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) e associação com abelhas sociais (Apidae: Apini) em sistema agroflorestal na Ilha de Santa Catarina. *Iheringia - Serie Botanica* 68: 47–57.
- Dransfield J., N. Uhl, C. Asmussen et al. 2008. *Genera Palmarum. The evolution and classification of palms*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Kew, Londres. 732 pp.
- Ervik F. 1993. Notes on the phenology and pollination of the dioecious palms *Mauritia flexuosa* (Calamoideae) and *Aphandra natalia* (Phytelephantoideae) in Ecuador. p.7–12. En: W. Barthlott, C. M. Naumann, K. Schmidt-Loske, & K. L. Schuchmann (eds.). *Animal-plant interactions in tropical environments*. Zoologisches Forschungsinstitut md Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Ervik F. & R. Bernal. 1996. Floral biology and insect visitation of the monoecious palm *Prestoea decurrens* on the Pacific coast of Colombia. *Principes* 40: 86–92.
- Ervik F. & J.P. Feil. 1997. Reproductive biology of the monoecious understory palm *Prestoea schultzeana* in Amazonian Ecuador. *Biotropica* 29 (3): 309–317. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00432.x>
- Freire C.C., M.B. Closes, E. Hasui, et al. 2013. Reproductive phenology, seed dispersal and seed predation in *Syagrus romanzoffiana* in a highly fragmented landscape. *Ann. Bot. Fenn.* 50(4): 220–228. DOI: <http://dx.doi.org/10.5735/086.050.0403>.
- Galeano G. & R. Bernal. 2010. *Palmas de Colombia: Guía de campo*. Bogotá, Colombia: Editorial Universidad Nacional de Colombia. 689 pp.
- Galeano G., M.C. Peñuela-Mora & L.A. Núñez A. 2013. *Guía de palmas de la Estación Biológica El Zafiré, Amazonas, Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia, 144 pp.
- Genini J., M. Galetti & L.P.C. Morellato. 2009. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora* 204(2): 131–145. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2008.01.002>
- Genovese-Marcomini P.R., M.S. Mendonça & S.M. Carmello-Guerreiro. 2013. Morphoanatomy of the flower of *Syagrus inajai* (SPRUCE) Becc. (Arecaceae-Arecoideae-Attaleinae), Amazon. *Brazilian J. Biol.* 73(3): 649–661.
- Gómez J.M. 2002. Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75(1): 105–116. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2002000100010>.
- Gottsberger G. & I. Silberbauer-Gottsberger. 2006. *Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation*, Vol. II. Pollination and seed dispersal. Reta Verlag, Ulm, Alemania.
- Henderson A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Bot. Rev.* 52(3): 221–259. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/BF02860996>.
- Henderson A. 2002. *Evolution and ecology of palms*. New York: New York Botanical Garden Press.
- Henderson A., B. Fischer, A. Scariot, et al. 2000a. Flowering Phenology of a Palm Community in a Central Amazon Forest. *Brittonia* 52 (2): 149–59. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2666506>.
- Henderson A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. *Field Guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 322 pp.
- Henderson A., R. Pardini, J.F.S. Rebello, et al. 2000b. Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. *Brittonia* 52 (2): 160–171. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2666507>
- Huang Y., C.Q. Zhang, S. Blackmore, et al. 2006. A preliminary study on pollination biology of *Omphalogramma souliei* Franch. (Primulaceae), a species endemic to China. *Plant Systematics and Evolution* 261: 89–98. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00606-006-0430-0>
- Junker R.R., N. Blüthgen, T. Brehm, et al. 2013. Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. *Functional Ecology* 27(2): 329–341. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12005>.
- Küchmeister H., I. Silberbauer-Gottsberger & G. Gottsberger. 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. *Plant Systematics and Evolution* 206: 71–97. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/BF00987942>
- Lara C. & J.F. Ornelas. 2008. Pollination ecology of *Penstemon roseus* (Plantaginaceae), an endemic perennial shifted toward hummingbird specialization? *Plant Systematics and Evolution* 271: 223–237. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00606-007-0624-0>
- Lehnebach C. & M. Riveros. 2003. Pollination biology of the Chilean endemic orchid *Chloraea lamellata*. *Biodiversity and Conservation* 12, 1741–1751. DOI: <http://dx.doi.org/10.1023/A:1023666800948>
- Listabarth C. 1992. A survey of polinitation strategies in the Bactridinae (Palmae). *Bull. l'Institut Français d'études Andin*.
- Listabarth C. 1993. Pollination in *Geonoma macrostachys* and Three Congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis*, and *G. interrupta*. *Botanica Acta* 106: 496–506. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1438-8677.1993.tb00779.x>
- Listabarth C. 1994. Pollination and pollinator breeding in *Desmoncus*. *Principes* 38: 13–23.
- Listabarth C. 1996. Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implications of the palm breeding beetles on pollination at the community level. *Biotropica* 28(1): 69–81. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/2388772>
- Macía M.J., P.J. Armesilla, R. Cámara-Leret, et al. 2011. Palm Uses in Northwestern South America: A Quantitative Review. *The Botanical Review* 77(4): 462–570. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s12229-011-9086-8>.
- Maldonado M.B., S.B. Lomáscolo & D.P. Vázquez. 2013. The Importance of Pollinator Generalization and Abundance for the Reproductive Success of a Generalist Plant. *PLoS One* 8(10): 1–6. DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0075482>.
- Martinell M.C., S. Dötterl, C. Blanché, et al. 2010. Nocturnal pollination of the endemic *Silene sennenii* (Caryophyllaceae): an endangered mutualism? *Plant Ecology* 211: 203–218. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-010-9785-y>
- Miola D., H. Correia, G. Fernandes, et al. 2010. Efeito do fogo na fenologia de *Syagrus glaucescens* Glaz. ex Becc. (Arecaceae). *Neotropical Biology and Conservation* 5(3): 146–153. DOI: <http://dx.doi.org/10.4013/nbc.2010.53.02>.
- Mitchell R.J., R.E. Irwin, R.J. Flanagan, et al. 2009. Ecology and evolution of plant-pollinator interactions. *Annals of Botany* 103(9): 1355–1363. DOI: 10.1093/aob/mcp122. Noblick L.R. 2017. A revision of the genus *Syagrus* (Arecaceae). *Phytotaxa* 294(1):1-262
- Noblick L.R. 2013. Leaflet anatomy verifies relationships within *Syagrus* (Arecaceae) and aids in identification. *PhytoKeys*. 26: 75–99. DOI: <http://dx.doi.org/10.3897/phytokeys.26.5436>
- Noblick L.R. & H. Lorenzi. 2010. New *Syagrus* Species from Brazil. *Palms* 54 (1): 18–42.

- Núñez A. L.A. 2014. Patrones de asociación entre insectos polinizadores y palmas silvestres en Colombia con énfasis en palmas de importancia económica. Tesis Doctoral en Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 348 p.
- Núñez A. L.A., R. Bernal & J.T. Knudsen. 2005. Diurnal pollination by Mystropine beetles: is it weather related? *Plant Systematics and Evolution* 254: 149-171. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00606-005-0340-6>
- Núñez A L.A. & J. Carreño. 2016. Análisis espacial de los visitantes florales y polinizadores del moriche (*Mauritia flexuosa*: Arecaceae) en Colombia, p. 133–158. En: C.A. Lasso, G. Colonnello & R. M. Moraes (eds.). XIV. Morichales, Canangunchales y otros palmares inundables de Suramérica. Parte II: Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay Y Argentina. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D. C., Colombia.
- Núñez A. L.A. & B. Carreño. 2013. Biología Reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquía Colombia, p. 119–150. En C.A. Lasso, A. Rial & V. González-B (eds.). VII. Morichales Y Canangunchales de La Orinoquía Y Amazonia: Colombia - Venezuela. Parte I. Bogotá, D. C., Colombia.
- Núñez A. L.A., C. Isaza & G. Galeano. 2015. Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. *Revista de Biología Tropical* 63(1): 35–55. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i1.13030>
- Núñez A. L.A. & R. Rojas R. 2008. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes Colombianos. *Caldasia* 30 (1): 101-125.
- Olesen J.M., L.I. Eskildsen & S. Venkatasamy. 2002. Invasion of pollination networks on oceanic islands: Importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions* 8: 181–192. DOI: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1472-4642.2002.00148.x>
- Ollerton J., L. Cranmer, R.J. Stelzer, et al. 2009. Bird pollination of Canary Island endemic plants. *Naturwissenschaften* 96: 221–232. DOI:10.1007/s00114-008-0467-8
- Rocha K.M.R. 2009. Biología reproductiva da palmeira licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) (Arecaceae) na ecorregião do raso da Catarina, Bahia. Tese Mestrado em Ciências Florestais. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brasil. 98 p.
- Scariot A.O., E. Lleras & J.D. Hay. 1991. Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil *Reproductive. Biotropica* 23 (1): 12–22.
- Silberbauer-Gottsberger I. 1990. Pollination and Evolution in Palms. *Phyton*. 30 (2): 213-233.
- Silberbauer-Gottsberger I., S.A. Vanin & G. Gottsberger. 2013. Interactions of the cerrado palms *Butia paraguayensis* and *Syagrus petraea* with parasitic and pollinating insects. *Sociobiology* 60: 306–316. DOI: <http://dx.doi.org/10.13102/sociobiology.v60i3.306-316>
- Telles F., T. Barbosa & M. Mendoca. 2007. Floral morphology of *Syagrus inajai* (Spruce) Becc. (Arecaceae), Manaus, Amazonas, Brazil. *Rev. la Fac. Agron.* 24(Supl. 1): 119–123.
- Trovão D.M.D.B.M., De B.C. Souza, E.C.D. De Carvalho, et al. 2009. Espécies vegetais da Caatinga associadas às comunidades de abelhas (Hymenoptera: Apoidea: Apiformis). *Revista Caatinga* 22: 136–143.
- Zona S. 1987. Phenology and pollination biology of *Sabal etonia* (Palmae) in Southeastern Florida. *Principes* 31 (4): 177-182.
- Zona S. & A. Henderson. 1989. A review of animal-mediated seed dispersal of Palms. *Selbyana* 11: 6–21.